Rev. Écol. Biol. Sol, 1988, **25** (3) : 343-352.

Populations adultes et immatures d'*Adoristes ovatus* (Acarien, Oribate) dans les aiguilles de la litière d'*Albies alba*

PAR

J. C. LIONS [1] et F. GOURBIÈRE [2]

[1] *Laboratoire d'Écologie Animale, Université Louis Pasteur, Institut de Zoologie, 12 rue de l'Université,* 67000 *Strasbourg, France*

[2] *Laboratoire d'Écologie Microbienne, U.A.* 697, *Université Lyon I,* 43, *bd du* 11 *novembre* 1918, *Bât.* 741. 69622 *Villeurbanne Cedex, France*

Synopsis: This work describes populations of immatures and adults of the oribatid mite *Adoristes ovatus* in needles of the natural F1 litter of *Abies alba.* These results confirm some previous observations made in an experimental litter at the same site.

Keywords: Oribatida, *Adoristes ovatus*, litter, coniferous needles, *Abies alba*.

INTRODUCTION

La présence de pelotes fécales d'oribates dans les aiguilles de la litière des conifères a été souvent signalée. Cette activité endophage semble être le fait des immatures de quelques espèces bien particulières (JACOT, 1939).

Dans une précédente note (GOURBIÈRE *et al.*, 1985), nous avons décrit le développement des immatures d'*Adoristes ovatus* (C. L. Koch, 1939) dans les aiguilles d'*Abies alba* Mill. Il se déroule exclusivement dans les aiguilles de la couche F1. L'animal passe à l'état adulte dans l'aiguille mais la quitte ensuite très rapidement et poursuit son activité à l'extérieur.

Ces observations avaient été réalisées dans une litière expérimentale *in situ*, mise en place au mois de septembre, période de chute maximale des aiguilles. Cette litière expérimentale reposait directement sur l'humus, la litière préexistante ayant

Reçu le 27-2-1988.
Accepté le 2-11-1988.

été éliminée. Ces conditions ayant pu modifier le cycle naturel de l'animal, nous nous sommes proposés dans le présent travail de vérifier, dans la litière naturelle, quelques points de l'écologie d'*Adoristes ovatus* précédemment observés en conditions expérimentales.

Trois points ont été particulièrement examinés :

- la spécificité d'*Adoristes ovatus* : est-il le seul oribate à exploiter ainsi l'intérieur des aiguilles ?

- son importance numérique : dans la litière expérimentale 30 % des aiguilles étaient colonisées. Ce pourcentage est-il le même dans la litière naturelle et quelles sont ses variations spatiales ?

- le maximum très marqué d'animaux adultes dans les aiguilles en fin d'été (août-septembre) indiquant une époque préférentielle de passage à l'état adulte dans la litière expérimentale, existe-t-il aussi dans la litière naturelle ?

Ce travail a aussi été l'occasion de préciser les méthodes d'observation d'*Adoristes ovatus* dans les aiguilles.

I. – MATÉRIEL ET MÉTHODES

Le matériel provient de la même station que précédemment, Tarentaise (Loire, France; GOURBIÈRE *et al.*, 1985). Du 3 mars 1985 au 15 octobre 1986, nous avons prélevé chaque mois un échantillon de litière F1. Les points de prélèvement se répartissent sur un hectare environ. A partir de chaque échantillon (4 dm^2 environ), on a analysé trois sous-échantillons de cent aiguilles. Pour les quatre premiers prélèvements un seul sous-échantillon a été analysé. En septembre nous avons effectué deux prélèvements afin de mieux préciser le maximum de présence des adultes.

La litière F1 comprend les aiguilles noires de la couche superficielle non compactées. Elle se distingue facilement de la couche L plus récente (aiguilles brunes ou vertes de la couche superficielle non compactée). Par contre, la limite avec la couche F2 (couche inférieure, brunâtre et compactée) est approximative. La durée estimée de la couche F1 naturelle est de 1, 54 années (écart-type = 0,34) (GOURBIÈRE, 1986).

Dans la litière expérimentale, placée au sol au mois de septembre, le passage au stade F1 (noircissement) avait eu lieu au mois de juillet suivant. La transition L-F1 était nette et rapide. Par contre la limite F1-F2 était également indécise, la durée du stade F1 étant de l'ordre de deux ans dans la litière expérimentale. Dans ces conditions *Adoristes ovatus* avait colonisé les aiguilles en juillet (pontes), lors du passage au stade F1. Des immatures vivants avaient été observés dans les aiguilles pendant deux ans. Les adultes étaient apparus et avaient quitté les aiguilles après un ou deux ans (GOURBIÈRE *et al.*, 1985). Le développement d'*Adoristes ovatus* s'était effectué entièrement dans la couche F1.

La dissection des aiguilles n'est possible qu'à l'état sec. Il n'y a aucun inconvénient (les animaux restent vivants) à les sécher à l'air plusieurs jours. La face supérieure de l'aiguille est alors enlevée à l'aide d'un fragment de lame de rasoir emmanché.

La première observation porte sur la présence ou l'absence de pelotes fécales. Elle permet de déterminer le pourcentage d'aiguilles colonisées.

En présence de pelotes fécales la seconde observation concerne le nombre de colonisations (« pénétrations » dans la note précédente). Même en absence de l'animal, le point de départ de son activité se reconnaît aux plus petites pelotes fécales (dues aux premières stases immatures, larve ou protonymphe). Le sens du déplacement ultérieur de l'animal est matérialisé par la croissance de la taille des pelotes fécales. Le plus souvent l'oeuf a été pondu dans le pétiole (Fig. 1.1) et l'animal a progressé en restant d'un seul coté de la

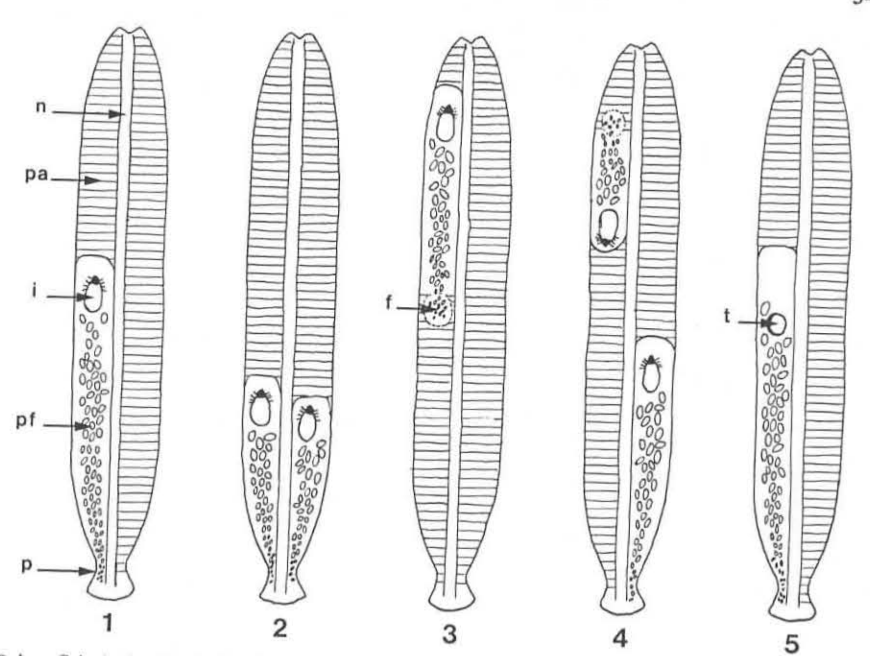


FIG. 1. — Colonisation des aiguilles d'*Abies alba* par les immatures d'*Adoristes ovatus* dans la litière F 1. Représentation semi-schématique. 1-4 : différents cas de colonisations pétiolaires ou (et) latérales. (i : immature d'*Adoristes*, f : fructification fongique, n : nervure, p : pétiole, pa : parenchyme non consommé, pf : pelotes fécales). 5 : état de l'aiguille après le départ de l'adulte (t : trou de sortie).

nervure. Deux animaux peuvent ainsi coexister côte à côte dans une même aiguille (Fig. 1.2). Dans ces cas de pontes pétiolaires les plus petites pelotes fécales se trouvent dans le pétiole. Il arrive aussi de les rencontrer dans le limbe. L'adulte ne semble pas capable de percer l'aiguille pour déposer ses oeufs. Par contre, il peut utiliser des ruptures naturelles, en particulier celles créées au stade L par l'éruption des ascomes de *Lophodermium piceae* (Fuckl.) Höhn, et des pycnides de *Cytospora friesii* Sacc. Dans ces cas de pontes latérales les plus petites pelotes fécales se trouvent en effet dans d'anciennes fructifications fongiques. L'animal consomme d'abord le tissu fongique puis gagne le parenchyme foliaire où l'on observe des pelotes fécales plus volumineuses (Fig. 1.3). Cette (ou exceptionnellement ces) colonisation (s) latérale (s) peut (peuvent) coexister dans une même aiguille avec une (ou deux) colonisation (s) pétiolaire (s) (Fig. 1.4). Ces colonisations multiples justifient la distinction entre pourcentage d'aiguilles colonisées (une ou plusieurs fois) et nombre de colonisations pour cent aiguilles.

L'observation suivante concerne l'animal responsable de chaque colonisation. Il peut être présent ou absent, vivant ou mort, adulte ou immature. La distinction adulte-immature est évidente pour les espèces rencontrées dont les immatures ont une morphologie très différente de celle des adultes (immatures à notogaster blanc ou mou, adultes à notogaster brun sclérotisé). Certains adultes sont beige clair, d'autres bruns foncé comme les individus rencontrés à l'extérieur des aiguilles. La coloration des téguments a donc lieu à l'intérieur des aiguilles. Les immatures vivants sont mobiles, leur notogaster turgescent est soit limpide (laissant voir par transparence trois pelotes fécales), soit laiteux opalescent (animaux en pupaison?). Les immatures morts sont desséchés et leur notogaster collapsé. Ils sont cependant bien conservés et identifiables après traitement à l'acide lactique. On retrouve souvent

des restes d'exuvies parmi les pelotes fécales. Pour distinguer adultes morts et vivants deux critères sont possibles : la mobilité et la fraîcheur anatomique. Les individus indiscutablement morts sont désséchés, vides, parfois endommagés ou sales. Un doute persiste sur certains animaux, anatomiquement intacts mais restant immobiles après plusieurs heures d'observation : nous les avons considérés comme (récemment) morts. L'absence d'animal correspond le plus souvent à une aiguille que l'adulte a quittée. Ceci est certain quand on observe le trou de sortie découpé par l'animal (Fig. 1.5). Certaines aiguilles ne contiennent pas d'animal et ne présentent pas de trou de sortie. Si elles contiennent une série « normale » de pelotes fécales et une ouverture naturelle (brisure en particulier du pétiole, assez fréquente), on peut admettre que l'adulte est sorti par cette ouverture naturelle. L'absence d'animal dans quelques aiguilles ne contenant que de petites pelotes fécales peut cependant suggérer que quelques immatures peuvent quitter prématurément l'aiguille. L'observation directe et les extractions au Berlèse ne montrent pratiquement jamais d'immatures libres dans la litière. Il est probable que ceux-ci ne peuvent subsister longtemps à l'extérieur des aiguilles.

II. — RÉSULTATS ET DISCUSSION

A) Spécificité d'Adoristes ovatus

Sur 2092 animaux récoltés dans les aiguilles 2. 048 (97, 9 %) appartiennent à *Adoristes ovatus*, pourcentage très semblable à celui observé dans la litière expérimentale (98, 8 %).

Tab. I. — **Oribates observés dans les aiguilles de la litière F 1 d'*Abies alba* (5 800 aiguilles disséquées)**

Adoristes ovatus immatures	vivants.	1 454	1 822	
	morts.	368		
Adoristes ovatus adultes	vivants.	109	226	
	morts.	117		
Total.				2 048
Phthiracarides immatures	larves.	1	35	
	protonymphes.	8		
	deutonymphes.	13		
	tritonymphes.	13		
Phthiracarides adultes	*Steganacarus* sp. A.	5	7	
	Phthiracarus cf. *nitens*.	2		
Total.				42
Oppia obsoleta adulte.				1
Oribatula tibialis protonymphe.				1
Total.				2 092

Le tableau 1 donne le bilan des observations. *Oribatula tibialis* (1 protonymphe) et *Oppia obsoleta* (1 adulte) peuvent être considérés comme purement accidentels. Par contre, les Phthiracarides (42 individus) ont été observés dans la même situation qu'*Adoristes ovatus* : immatures des différentes stases et adultes associés à des pelotes fécales, oeufs manifestement pondus dans le pétiole. Les pelotes fécales sont plus grosses que celles d'*Adoristes*, elles ont tendance à se compacter entre elles alors que celles d'*Adoristes* restent toujours bien séparées.

Les rares adultes de Phthiracarides observés dans les aiguilles (sept individus) appartiennent à deux espèces distinctes : *Steganacarus* sp.A et *Phthiracarus* cf. *nitens*. Ces deux espèces.ont été retrouvées dans la litière, à l'extérieur des aiguilles (adultes seulement). Trois autres espèces de Phthiracarides ont été observées à l'état adulte, à l'extérieur des aiguilles. les immatures trouvées dans les aiguilles (35 individus) ne peuvent être identifiés au niveau spécifique, étant donnée la méconnaissances des stases immatures dans le groupe des *Euptyctima* (Trave, 1975).Les immatures de Phthiracarides sont connus pour leur comportement endophage dans les débris végétaux en général et les aiguilles de conifères en particulier. Hartenstein (1962) a décrit le développement de *Steganacarus diaphanum* Jacot dans les aiguilles de *Pinus resinosa* Ait. Jacot (1939) observe *Hoplophorella thoreaui* Jacot et *Phthiracarus boresetosus* Jacot en même temps qu'*Adoristes ovatus ammonoosuci* Jacot dans des aiguilles de sapin et d'épicea (espèces non précisées).

Dans la litière étudiée, *Adoristes ovatus* domine très largement, les Phthiracarides restant très minoritaires. Cependant leur présence met en évidence une compétition possible pour l'exploitation de l'intérieur des aiguilles. Il serait évidemment très intéressant de trouver des stations d'*Abies alba* où les Phthiracarides seraient dominants.

B) Importance de la colonisation

Elle est exprimée par le pourcentage d'aiguilles colonisées et par le nombre de colonisations pour cent aiguilles. L'étude de la litière expérimentale a montré que ces caractéristiques n'évoluent pas à l'intérieur de la couche F1 : les pontes ont lieu au tout début du stade F1 et il n'y a pas de nouvelles colonisations durant les deux années suivantes. Basées sur l'observation des pelotes fécales qui persistent dans l'aiguille, ces deux valeurs ne dépendent pas de l'âge de la litière F1.

Dans la litière expérimentale nous avions (Gourbière *et al.*, 1985) : 29,6 (écart-type s = 5,1) aiguilles colonisées et 32,7 (s = 5,9) colonisations pour cent aiguilles, soit 1,10 colonisations par aiguille colonisée. Dans la litière naturelle nous trouvons (Tab. II) : 47,7 (s = 8,6) aiguilles colonisées et 54,2 (s = 10,7) colonisations pour

Tab. II. — **État des colonisations des aiguilles de la litière F 1 d'*Abies alba*. Moyenne et écart-type de 58 sous-échantillons de 100 aiguilles**

	Pour cent aiguilles		Pour cent colonisations
	Moyenne	Écart-type	
Aiguilles colonisées	47,7	8,6	–
Nombre de colonisations	54,2	10,7	–
Nombre de colonisations contenant :			
– aucun animal	18,4	5,2	33,5
– un immature vivant d'*Adoristes ovatus*	25,1	8,3	46,3
– un immature mort d'*Adoristes ovatus*	6,3	3,4	11,7
– un adulte vivant d'*Adoristes ovatus*	1,9	2,4	3,5
– un adulte mort d'*Adoristes ovatus*	2,0	1,5	3,7
– un Phthiracaride	0,7	1,3	1,3
– divers	0,03	–	–

cent aiguilles, soit 1,14 colonisations par aiguille colonisée. La plus faible colonisation observée dans la litière expérimentale s'explique probablement par l'exclusion préalable de la litière sous-jacente (les aiguilles reposaient sur l'humus) qui a réduit les populations adultes colonisatrices.

Une analyse de variance effectuée sur les 18 échantillons pour lesquels on dispose de trois mesures montre une variance intra-échantillons très inférieure à la variance inter-échantillons ($F=8{,}7$; d.d.l.$=17{,}36$; $p<0{,}0005$ pour le pourcentage d'aiguilles colonisées). La figure 2 ne montre aucune tendance temporelle, en accord avec la stabilité prévisible du taux de colonisation au cours de l'évolution de la

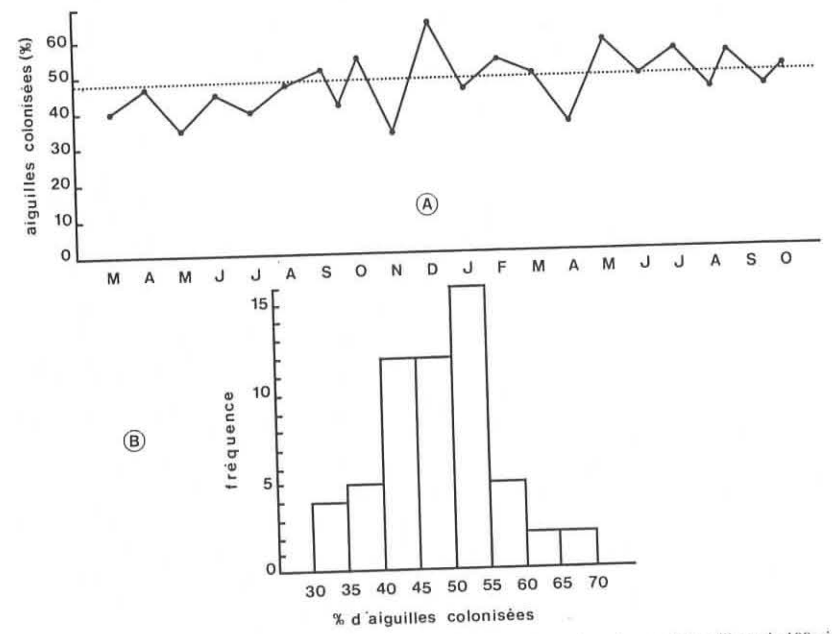


FIG. 2. — A : pourcentage d'aiguilles colonisées, chaque point est la moyenne de trois sous-échantillons de 100 aiguilles (ligne horizontale = état moyen). B : histogramme des fréquences absolues du pourcentage d'aiguilles colonisées pour 58 sous-échantillons de 100 aiguilles.

litière F1. On peut donc considérer que les fluctuations observées (entre 30 et 70 % environ d'aiguilles colonisées) traduisent surtout les variations spatiales du taux de colonisation. L'histogramme des fréquences dans les 58 sous-échantillons (Fig. 2) est unimodal et légèrement dissymétrique (moyenne 48,6-médiane 48). Le rapport variance/moyenne = 1,55 correspond à une distribution légèrement agrégative du pourcentage d'aiguilles colonisées. Le nombre de colonisations pour cent aiguilles présente les mêmes caractéristiques.

C) Etat des colonisations

En négligeant le cas des Phthiracarides, cinq états sont possibles : immature vivant ou mort, adulte vivant ou mort et absence d'animal. Ces états peuvent être

exprimés en pourcentage du nombre total de colonisations afin d'éliminer les effets des variations du taux de colonisation (Tab. II; Fig. 3).

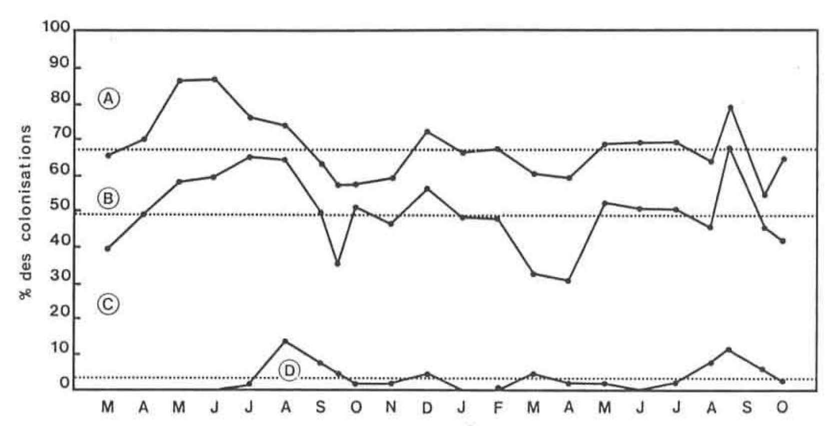


FIG. 3. — État des colonisations, en pourcentage du nombre de colonisations. Chaque point est la moyenne de trois sous-échantillons de 100 aiguilles (A : colonisations sans animal, B : animaux morts, C : immatures vivants, D : adultes vivants). Les lignes horizontales représentent l'état moyen.

L'évolution de ces états aux cours des deux années de séjour des aiguilles dans la couche F1 est connue dans la litière expérimentale. Un modèle simplifié de cette évolution est représenté par la figure 4. Les aiguilles sont tombées au mois de septembre. Les pontes ont eu lieu aux mois de juin-juillet, lors du passage des aiguilles au stade F1. La première année du cycle toutes les colonisations contenaient un animal. Au mois d'août-septembre suivant, 50 % des animaux sont passés à l'état adulte et ont quitté les aiguilles. La seconde année du cycle, 50 % seulement des aiguilles contenaient donc un animal. A la fin de la seconde année du cycle (août-septembre) les animaux restants ont atteint l'état adulte et ont quitté les aiguilles. Ce schéma doit être corrigé pour tenir compte de la mortalité. En fin d'expérience, 20 % des colonisations contenaient des animaux morts (immatures ou adultes). Nous avons admis dans le modèle un taux de mortalité constant pendant les deux ans.

Si l'on considère qu'un prélèvement de litière F1 naturelle contient des aiguilles d'un an et de deux ans en quantité égale, on peut prévoir les fréquences suivantes :

- 65 % de colonisations avec un animal vivant (observée 50 %);
- 25 % de colonisations sans animal (observée 33,5 %);
- 10 % de colonisations avec un animal mort (observée 15,4 %).

Dans ce calcul on a regroupé adultes et immatures. Les ordres de grandeur sont satisfaisants, si l'on considère les multiples simplifications introduites, tant en ce qui concerne le cycle d'*Adoristes* que la dynamique de la litière.

L'analyse de variance de chaque état de colonisation montre une variance inter-échantillons très supérieure à la variance intra-échantillon. Les fluctuations observées ne sont pas interprétables en tant que variations saisonnières sauf celles des colonisations contenant un adulte vivant qui seront analysées ci-dessous. On peut admettre que ces fluctuations correspondent à des variations spatiales de l'état

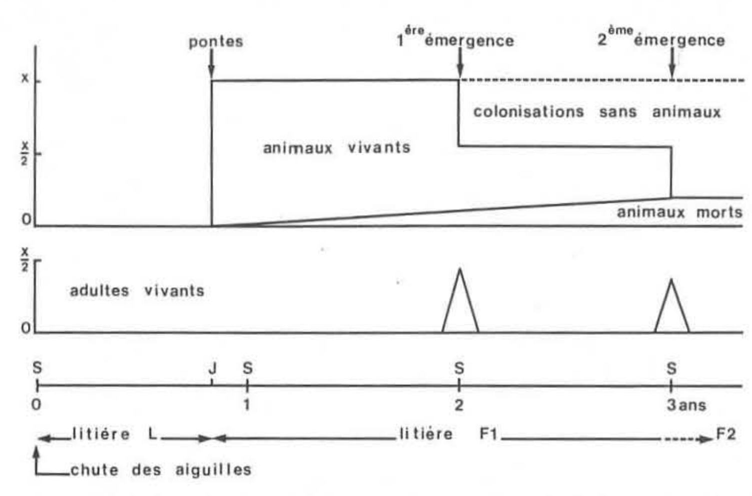


FIG. 4. — Modèle phénologique schématique de la dynamique de la litière et du développement d'*Adoristes ovatus*, d'après les résultats d'une étude expérimentale (Gourbiere *et al.*, 1985).

des colonisations. La cause principale de ces fluctuations est certainement la variation spatiale de la proportion d'aiguilles ayant un et deux ans de séjour en F1. En effet, l'apport d'aiguilles peut varier d'une année à l'autre et d'un point à l'autre au cours d'une même année. Une autre source de variabilité peut être la durée moyenne du cycle d'*Adoristes*. Nous ne connaissons pas les facteurs qui régissent la proportion des cycles de un ou deux ans, mais le rapport 1/1 admis ici peut certainement fluctuer.

Enfin, la phénologie en conditions expérimentales, représentée par la figure 4, synchronise des événements (chute des aiguilles, changements de couche, pontes, passages à l'état adulte) qui s'échelonnent en fait sur des périodes de temps non négligeables (la chute principale d'aiguilles en fin d'été ne représente que 50 % de la chute annuelle).

D) Passages à l'état adulte

Le nombre d'adultes vivants observés dans cent aiguilles est la seule variable à présenter des variations saisonnières interprétables (le pourcentage d'adultes morts ne présente pas ces variations). On constate chaque année un maximum très net en août-septembre. La seconde année quelques adultes sont aussi apparus en décembre et en mars. Ces variations sont identiques à celles observées dans la litière expérimentale (Fig. 5).

Note : Dans la litière expérimentale ces deux maxima correspondaient à des passages à l'état adulte d'une même génération après des cycles d'un ou deux ans. Dans la litière naturelle ils correspondent à la somme des contributions de deux générations. Notons également qu'en elles-mêmes les observations en litière naturelle ne confirment ni infirment l'existence de deux durées de cycle. Elles confirment seulement l'existence d'un maximum estival des passages à l'état adulte.



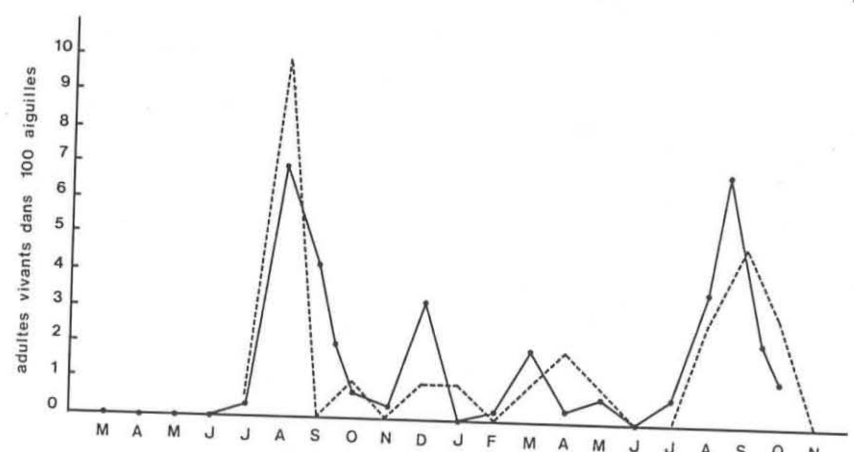


FIG. 5. — Variations saisonnières du nombre d'adultes vivants d'*Adoristes ovatus* dans les aiguilles de la litière F1. trait plein : litière naturelle, chaque point est la moyenne de trois sous-échantillons de 100 aiguilles. trait discontinu : litière expérimentale (Gourbière *et al.*, 1985).

E) Sex ratio; mortalité

Le sexe des 210 adultes trouvés dans les aiguilles se répartit entre 141 femelles et 69 mâles. Dans la litière expérimentale sur 29 adultes nous avions trouvé 18 femelles et 11 mâles. L'espèce est bisexuée mais il semble y avoir une dominance régulière des femelles. Aucune des femelles trouvées dans les aiguilles ne contenait d'oeufs.

Les observations de mortalité ne sont pas directement interprétables. En particulier, le plus grand nombre d'adultes morts que d'adultes vivants est dû à la persistance des cadavres dans les aiguilles alors que les animaux vivants quittent rapidement les aiguilles où ils ne semblent pas pouvoir survivre longtemps. Cette distorsion vaut également, à un degré moindre, pour les immatures dont les cadavres s'accumulent dans les aiguilles alors que les vivants les quittent en passant à l'état adulte. Le taux de mortalité reste cependant faible (de l'ordre de 20 %).

III. — CONCLUSION

L'étude de la couche F1 naturelle a permis de confirmer, en l'absence de toute perturbation expérimentale, certains aspects de l'écologie d'*Adoristes ovatus* dans les aiguilles d'*Abies alba*: son importance numérique, sa spécificité et le maximum estival des passages à l'état adulte, observés précédemment dans la litière expérimentale. Aucune contradiction majeure n'est apparue entre litière naturelle et litière expérimentale, mais l'hétérogénéité de la litière naturelle ne permet pas l'étude précise réalisable sur la litière expérimentale.

Résumé

Les populations adultes et immatures d'*Adoristes ovatus* observées dans les aiguilles de la litière naturelle d'*Abies alba* au stade F1 sont similaires à celles observées précédemment dans une litière expérimentale. Environ 50 % des aiguilles sont colonisées, ce pourcentage montrant des fluctuations spatiales de 30 à 70 %. *Adoristes ovatus* est pratiquement le seul oribate rencontré dans les aiguilles. Toutefois deux Phthiracarides présentent le même comportement mais ne colonisent que moins de 1 % des aiguilles. Comme dans la litière expérimentale la plupart des animaux atteignent l'état adulte en août-septembre et quittent ensuite rapidement les aiguilles.

Summary

Adult and immature populations of *Adoristes ovatus* (Acari, Oribatida) in the litter needles of *Abies alba*.

Adult and immature populations of *Adoristes ovatus* observed in the needles of *Abies alba* in the natural F1 litter were compared to those previously observed in an experimental litter. About 50% of the needles were colonized but spatial variations from 30 to 70% occured. *Adoristes ovatus* was the dominant oribatid mite in these needles. Nevertheless two phthiracarid species had the same behaviour, but colonized less than 1 % of the needles. As in the experimental litter, most of the adults appeared in August-September, then left the needles in a short time.

Bibliographie

Gourbière (F.), 1986. - Méthode d'étude simultanée de la décomposition et des mycoflores des aiguilles de conifères (*Abies alba*). *Soil Biol. Biochem.*, **18** : 155-160.

Gourbière (F.), Lions (J.C.) & Pepin (R.), 1985. - Activité et développement d'*Adoristes ovatus* (C. L. Koch, 1839) (Acarien, Oribate) dans les aiguilles d'*Abies alba* Mill.. Relations avec la décomposition et les microflores fongiques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **22** : 57-73.

Hartenstein (R.), 1962. - Soil Oribatei. VII. Decomposition of conifer needles and deciduous leaf petioles by *Steganacarus diaphanum* (Acarina : Phthiracaridae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, **55** : 713-716.

Jacot (A.P.), 1939. - Reduction of spruce and fir litter by minute animals. *J. For.*, **37** : 858-860.

Trave (J.), 1975. - Sur les stases immatures de deux genres d'*Oribotritiidae* (Oribates). *Acarologia*, **27** : 536-545.